

Hoe beïnvloeden sociale interacties het trek- en broedgedrag van grutto's?



Bachelor scriptie door: Annabet Galema
Begeleider: R. Kentie
Dierecologie
University of Groningen (RUG)
26 juni 2015



university of
 groningen

Samenvatting

In deze thesis laat ik zien welke rol sociale interacties kunnen spelen bij in groepen levende dieren. Alle soorten sociale interacties die plaatsvinden tussen individuen van een groep vormen samen een sociaal netwerk. Ik laat zien welke rol sociale interacties spelen in groepen trekvogels tijdens de migratie en tijdens het broeden. Aan de hand van drie verschillende methoden leg ik uit hoe sociale netwerken bij dieren kunnen worden onderzocht. Ik bespreek verschillende sociale interacties en hoe deze het broeden en migreren kunnen beïnvloeden. Ook zal ik voorbeelden geven hoe migratiestrategieën en familie de keuze voor broedplekken kunnen beïnvloeden.

Inhoudsopgave

Inleiding	4
Grutto's	5
Onderzoeksmethoden	5
Synchronisatie, samenwerking en competitie	6
Migratieschema's	8
Aankomsttiming	8
Familie invloeden	9
Gesynchroniseerd broeden	10
Conclusie	10
Referenties	11

Introductie

Veel diersoorten leven in groepsverbanden, waarbinnen verschillende soorten interacties plaatsvinden. Het leven in groepsverbanden is een fundamenteel deel van de life history van veel dieren, omdat het veel voordelen voor individuen binnen een groep oplevert. Voordelen als het verkleinen van de predatiekans, informatie overdragen en besluiten maken op basis van de groep. Leven in groepsverband brengt ook nadelen met zich mee, zoals een hoger risico op ziekten en parasieten en er kan competitie om voedselbronnen ontstaan (Farine *et al.*, 2014).

Uit een aantal studies naar sociaal gedrag in dieren is gebleken dat complex groepsgedrag kan ontstaan uit sociale interacties tussen twee individuen in een groep. Bijvoorbeeld de simpele regels die ervoor zorgen dat vogels in een zwerm vliegen (Farine *et al.*, 2014). Alle sociale interacties die plaatsvinden tussen individuen van een groep vormen samen een sociale structuur.

De sociale structuur zegt iets over de ecologische relatie tussen soortgenoten. Een ecologische relatie kan bijvoorbeeld competitie tussen twee individuen zijn, samenwerken voor voedsel of het verzorgen van jongen of dominantie bij het verkrijgen van partners (Whitehead, 1997). Ook gene flow en ruimtelijke patronen worden door de sociale structuur van een populatie of groep beïnvloed, wat sociale structuur een belangrijk aspect in de populatiebiologie maakt (Whitehead, 1997).

Voorheen werd er vooral gebruik gemaakt van sociale structuren in studies over mensen, maar nog weinig in de dierecologie (Sih *et al.*, 2009). Recentelijk wordt er meer onderzoek gedaan naar sociale structuren en interacties op het

gebied van dierecologie (Krause *et al.*, 2009).

Bij trekvogels die in groepen migreren is ook sprake van een sociale structuur. Een individu neemt bijvoorbeeld een beslissing door het gedrag van andere vogels te observeren en op deze manier openbare informatie te verkrijgen (Giraldeau *et al.*, 2002). Met het verkrijgen van informatie via interacties van soortgenoten ontstaat een communicatienetwerk, of sociaal netwerk (Helm *et al.*, 2006).

De drieteenmeeuw (*Rissa tridactyla*) gebruikt bijvoorbeeld informatie om mogelijke broedplekken te vinden (Boulinier *et al.*, 1996) en sommige zangvogels luisteren conflicten van hun burens af (Helm *et al.*, 2006). Dit soort communicatie kan uiteindelijk leiden tot een sociaal netwerk, over bijvoorbeeld de vliegroute in migrerende vogels. Een sociale structuur is het aantal individuen en interacties waaruit een netwerk bestaat. Een netwerk beschrijft ook de aard van de sociale interacties en welke individuen met elkaar interacties aangaan (Sih *et al.*, 2009).

Sociale interacties spelen een belangrijke rol in seizoensgebonden activiteiten en jaarlijks cycli in trekvogels. Sociale interacties tussen soorten zijn bijna nooit constant over tijd (Helm *et al.*, 2006). Dit omdat de meeste soorten solitair zijn en pas groepsverband leven wanneer het voordelig kan zijn. Veel soorten gaan bijvoorbeeld in groepsverband leven tijdens de voorjaar- en najaarmigratie en in de winter. Andere soorten vertonen pas sociaal gedrag als ze in hun broedgebieden aankomen en daar een broedpartner gaan zoeken (Helm *et al.*, 2006). Opvallend is dat de legdata in het broedgebied vaak gesynchroniseerd is (Kentie *et al.*, 2014). Ook hier kunnen sociale interacties een belangrijke rol spelen. In deze scriptie

probeer ik een beeld te geven van hoe sociale interacties invloed hebben op trekgedrag en of interacties de gelijke legdata in het broedgebied kunnen verklaren. Ik kijk naar trekvogels in het algemeen, maar de focus ligt op grutto's.

Grutto's

In dit essay kijk ik naar trekvogels in het algemeen, maar de focus ligt op grutto's. De in Europa broedende grutto's *Limosa limosa limosa* zijn lange afstand trekvogels. Ze zijn in staat grote afstanden te vliegen tijdens de migratie tussen noordwest Europa en de kustlanden van West-Afrika (Hooijmeijer *et al.*, 2013). In 30 jaar is de populatie drastisch gedaald tot ongeveer de helft van wat het was. Ongeveer 80% van de gruttopopulatie broedt in het broedseizoen in Nederland en de overige 20% in Duitsland, Denemarken, België, Frankrijk en Engeland (Gill *et al.*, 2007). Buiten het broedseizoen overwinteren de grutto's voornamelijk in West-Afrika, in o.a. Senegal, Mauritanië en Guinee-Bissau, en een deel verblijft in Spanje en Portugal. Rond maart migreren ze weer naar de broedgebieden in Europa. De tijd tussen aankomst in Nederland en de eerste legdatum is ongeveer vijf weken. Deze vijf weken besteden ze aan het zoeken van een partner, territoria verdedigen en rusten (Lourenço *et al.*, 2011). In de eerste week van april worden de eerste eieren gelegd.

Onderzoeksmethoden

Onderzoek naar netwerken in groepen geeft mogelijkheden om sociale structuren beter te bestuderen en begrijpen (Hinde, 1976). Netwerken worden bestudeerd op het niveau van individu, groep of populatie en de interacties tussen deze niveaus met elkaar linken. Uit deze interacties ontstaan grotere structuren of netwerken. Netwerk analyses bestaan al

langer op het gebied van in groep levende dieren, maar sinds een paar jaar worden alle typen interacties (agressiviteit, samenwerking, dominantie etc.) in hetzelfde kader behandeld. Er wordt gekeken naar hoe individueel gedrag beïnvloedt wat er gebeurt op populatieniveau en wat de fitness consequenties voor het individu daarvan zijn (Krausse *et al.*, 2009). Hier onder bespreek ik een aantal voorbeelden om sociale netwerken te gebruiken.

Whitehead (1997) bestudeert sociale netwerken aan de hand van drie niveaus: interacties, relaties en structuren. Eerder keek Hinde (1976) al met behulp van deze drie niveaus naar sociale structuren, maar bestudeerde vooral structuren in apenpopulaties en keek naar overeenkomsten met de mens. Een meting van een interactie wordt weergegeven door:

$$\{I_f(X,Y,t), \text{ for all } t\}$$

Alle informatie van interactie type f tussen de individuen X en Y tijdens periode t . De statistieken van deze metingen worden gebruikt om relaties te beschrijven.

Whitehead heeft deze methode onder andere gebruikt bij potvissen (*Physeter macrocephalus*). Hij bestudeerde de relatie tussen paartjes aan de hand van verschillende type interacties. Een voorbeeld van zo'n type interactie is; twee walvissen die meer dan één uur samen duiken (Whitehead, 1997).

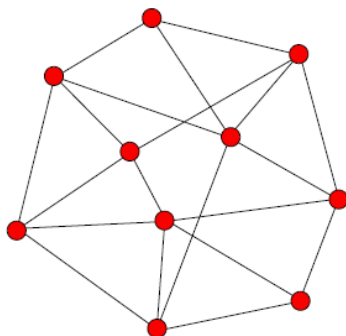
Een sociaal netwerk kan ook ruimtelijk geïllustreerd worden door knooppunten (individuen) en lijnen (interacties). Wey (2007) en Krausse (2009) maken allebei gebruik van een netwerk met

Drie onderzoeksmethoden

Drie niveaus: Interacties, relaties en structuur	Hinde, R.A. 1976 & Whitehead, 1997
Knooppunten- en lijnennetwerk	Krausse <i>et al.</i> , 2009 & Wey <i>et al.</i> , 2007
Sociale netwerkstructuur	Sih <i>et al.</i> , 2009

Figuur 1: Drie onderzoeksmethoden

knooppunten en lijnen. Deze methode focust op de relaties tussen groepsleden. De groep bestaat hier uit individuen die mogelijk interacties met elkaar kunnen aangaan, bijvoorbeeld een kudde paarden of een kolonie vogels. De lengte van de lijnen, de hoeveelheid lijnen of de hoek waarin ze staan hebben allemaal een betekenis. Bijvoorbeeld de gemiddelde afstand tussen twee individuen, het aantal directe burens of hoeveel sociale interacties een individu begint en met wie (Krausse *et al.*, 2009). Het sociale netwerk met knooppunten is toegepast op een onderzoek naar Marmotten (*Marmota flaviventris*). Een tijdlang werden de sociale interacties en hoe vaak ze voorkwamen van gemerkte individuen geobserveerd. Vervolgens werd gekeken hoe robuust de data was door een deel van de data te verwijderen en de significantie opnieuw te testen (Wey *et al.*, 2007).



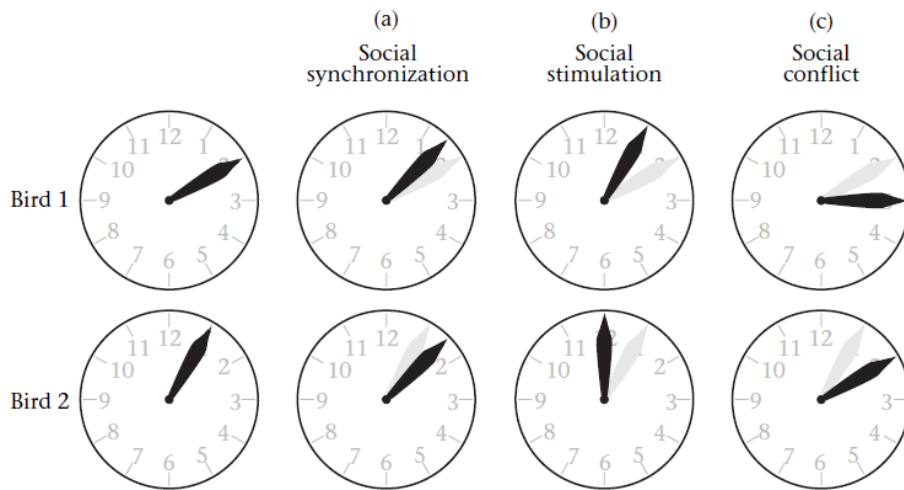
Figuur 2: Een uit tien knooppunten bestaand netwerk.

Sih (2009) maakt gebruik van de sociale netwerk theorie. Het uitgangspunt van de sociale netwerk theorie is dat sociale structuur een patroon van interacties en relaties tussen individuen in een groep kwantificeert. Met behulp van sociale netwerkmaatstaven kan een sociale netwerkstructuur worden gekwantificeerd. De sociale netwerkstructuur gaat uit van vier belangrijkste aspecten: 1) individuen verschillen in hun sociale ervaringen; 2) individuen verschillen in hun belang in het sociale netwerk; 3) indirecte verbindingen zijn belangrijk; 4) sociale netwerk verbindingen in de ene context beïnvloeden sociale dynamiek in een andere context (Sih *et al.*, 2009).

Om de invloed van sociale interacties op het broeden van grutto's te bestuderen lijkt de methode van Whitehead geschikt. De sociale interacties tussen individuen beschrijven de relaties tussen diezelfde individuen en de gevolgen daarvan op de structuur van de populatie.

Synchronisatie, samenwerking en competitie

Sociaal gedrag van een vogel is gebaseerd op zijn huidige positie, maar wordt gericht op andere individuen, wat gedragingen uitlokt die weer invloed hebben op het eigen gedrag van de vogel. Seizoensgebonden activiteiten worden zo eigenlijk 'besproken' tijdens besluitvormingsprocessen en sociale



Figuur 3: Voorbeelden van sociale effecten op seizoensgebonden gedrag. Twee individuen verschillen in schema's. a) de vogels synchroniseren hun schema's. b) de vogels stimuleren elkaars schema. c) door conflict wordt het schema van een vogel vooruit gezet.

interacties. Bij trekvogels wordt bijvoorbeeld besproken of ze klaar zijn om verder te trekken. Hun vertrektijd wordt vastgelegd (Piersma *et al.*, 1990).

Sociale interacties zoals synchronisatie, samenwerking en competitie kunnen seizoensgebonden activiteiten op meerdere manieren beïnvloeden. In figuur 3 wordt aan de hand van klokken het effect van de drie sociale interacties geïllustreerd. Sociale interacties kunnen stimuleren en vertragen, maar het verschil in timing tussen individuen blijft constant (Figuur 3a en 3b). Bij competitie blijft de timing tussen individuen niet altijd constant, want als trekvogels hun schema aanpassen kan dat ten koste gaan van andere vogels. Het bekendste sociale effect is synchronisatie tussen paren en tussen grote kolonies als gevolg van informatieoverdracht en interacties.

Al deze interacties hebben effect op het timen van vertrek en aankomst (Helm *et al.*, 2006). Door middel van zang en display kunnen vogels hun broedcyclus synchroniseren of een broedpartner vinden die synchron met hen loopt (Helm *et al.*, 2006).

Samenwerking wordt daarom goed geïllustreerd door vogels die zwermen en kolonies vormen (Simons, 2004).

Voorbeelden van samenwerking zijn formatievorming tijdens het trekken, lekgedrag en gemeenschappelijk broeden (Helm *et al.*, 2006). Bij lekgedrag verzamelen mannetjes op één plek, waar ze displays vertonen die vrouwtjes aantrekken (Nakagawa, S & Waas, 2004). In tegenstelling tot samenwerking vermindert competitie de synchronisatie in een populatie. Het gaat hierbij om competitie om voedsel, broedplekken en partners. Als bijvoorbeeld voedsel en broedplekken schaars zijn, dan zijn deze niet te verkrijgen zonder een conflict aan te gaan. De winnende vogel heeft een betere kans om het voordeligste seizoensgebonden gedrag te vertonen en in het voordeligste geval hun schema's te bevorderen.

Zoals verwacht, hebben samenwerking en competitie verschillende effecten op schema's. Schema's zullen als gevolg van samenwerking gaan synchroniseren.

Het schema van de verliezer kan als gevolg van de kosten vertragen. De kosten zijn in dit geval het voedsel wat de verliezer niet heeft weten te bemachtigen (Helm *et al.*, 2006).

Wel moet er rekening gehouden worden met alternatieve verklaringen voor sociale synchronisatie, omdat individuen door andere redenen synchroon kunnen zijn. De timing van broeden kan bijvoorbeeld worden bepaald door milieufactoren. Ook kan synchronisatie een gevolg zijn van een gezamenlijke genetische achtergrond (Helm *et al.*, 2006). Indirect bewijs voor sociale synchronisatie wordt onder andere gegeven door vergelijkingen van synchronisatie op verschillende ruimtelijke schalen, bijvoorbeeld binnen en tussen groepen (Moller, 1997).

Een mogelijk voordeel van synchronisatie van reproductie is het verhogen van de reproductie, alhoewel predatie ook voor een asynchrone reproductie kan zorgen. Als bijvoorbeeld alle paartjes tegelijk jongen hebben is de prooidichtheid hoog. En zal de predator makkelijker prooien vinden dan bij een lage prooidichtheid (Helm *et al.*, 2006). Ook competitie voor nestplekken kan voor een asynchrone reproductie zorgen, dit is een voorbeeld van een negatieve dichtheidsafhankelijk effect (Pärt *et al.*, 2003).

Migratie schema's

Sociale interacties hebben effect op de timing van trekvogels. Tijdens de migratie zijn trekvogels socialer dan in de broedgebieden, omdat ze tijdens de migratie vaak in groepen vliegen en tijdens de het broedgebied eerder weer territoriaal worden. Tijdens de migratie zijn sociale interacties handig om te communiceren over bestemmingen en tussenstop plaatsen (Helm *et al.*, 2006). Voorbeelden van communicatie zijn vocale communicatie en rondvliegen in patronen. Deze manier van communicatie werd onder andere gevonden in bonte strandlopers en rosse grutto's (Piersma *et al.*, 1990). Trekvogels vliegen in zwermen omdat het hun prestatie en oriëntatie verbetert en mogelijk hun vlieggkosten

vermindert. Omdat hun oriëntatie verbetert in groepsverband is de kans kleiner dat ze in verkeerde richting vliegen. Trekvogels die in zwermen vliegen geven ook vóór vertrek signalen af (Helm *et al.*, 2006). Migratie vindt plaats in zeer gestructureerde formaties. Uit een onderzoek naar het gedrag van trekvogels, waaronder de groenpootruiter, tureluur, rosse grutto en bonte strandloper blijkt dat vóór de migratie deze signalen worden gegeven om soortgenoten van een populatie te werven en uiteindelijk te synchroniseren. Dit werd ondersteund door de observatie dat de geworven groepen groter waren als er meer soortgenoten van dezelfde grootte zaten (Piersma *et al.*, 1990).

Aankomsttiming

Uit een studie naar koolmezen blijkt dat de plaats van individuen in een sociaal netwerk wordt bepaald door hun aankomstdatum (Farine *et al.*, 2015). Succes van individuen om een broedplek te bemachtigen, hangt ook af van soortgenoten die broedplekken zoeken. De verspreiding en verblijftijd hangt dus zeer af van sociale interacties tussen soortgenoten (Farine *et al.*, 2015).

Bij zowel de IJslandse grutto's (*Limosa limosa islandica*) als de Nederlandse grutto arriveren de mannetjes eerder in de broedgebieden dan de vrouwtjes (Gunnarsson *et al.*, 2006) (Lourenco *et al.*, 2011). Dit vroeger arriveren van mannetjes in broedgebieden heeft waarschijnlijk te maken met het verkrijgen van territoria, of het veiligstellen van de partner (Lourenco *et al.*, 2011). Ondanks dat mannetjes en vrouwtjes niet tegelijk aankomen, blijken partners toch gesynchroniseerde aankomsttijden te hebben (Gunnarsson *et al.*, 2006). De mannetjes arriveerden gemiddeld twee en een halve dag eerder dan hun vrouwelijke partners.

Zowel IJslandse grutto's als de 'Nederlandse' grutto's zijn monogaam (Kentie *et al.*, 2014). Zo kunnen de paartjes in een broedgebied meerdere jaren bestudeert worden (Lourenco *et al.*, 2011). Zowel de timing van het vertrek uit de overwintergebieden, van de aankomst in de broedgebieden en van de legdatum zijn binnen individuen consistent over de jaren. Mannetjes die vroeg aankomen in het broedgebied hebben de kans het beste broedgebied te krijgen. Als hun partners niet lang daarop ook arriveren en de lokale omstandigheden goed zijn, zouden ze ook vroeger kunnen beginnen met broeden. Uit onderzoek blijkt dat vroege legsels een hogere overlevingskans hebben in vergelijking met nesten later in het broedseizoen (Kentie *et al.* 2015). Timing van migratie is binnen individuen sterker gecorreleerd dan legdata van eieren. Omdat broeden een belangrijke gebeurtenis is, werd er verwacht dat ook de legdata meer overeenkwamen tussen de jaren (Lourenco *et al.*, 2011). Een reden kan zijn dat de lokale condities in het broedgebied verschillen tussen de jaren, waardoor legdata ook variëren. De condities in de overwintergebieden en broedgebieden hebben minder invloed op de migratieschema's.

Grutto's hebben dus individuele migratieschema's die tussen de jaren consistent zijn. (Lourenco *et al.*, 2011). Het is mogelijk dat vroege schema's verbonden zijn met een positieve fitness. Hierdoor ontstaan ongelijkheden in fitness tussen grutto's en zal uiteindelijk door natuurlijk selectie migratieschema's of strategieën ontstaan die leiden tot eerder arriveren (Lourenco *et al.*, 2011).

Sociale interacties, of sociale structuur, kunnen ook invloed uitoefenen op territoriumovername. In veel vogelsoorten verspreiden vogels na het uitvliegen over

verschillende territoria, maar duurt het een bepaalde tijd voordat ze zelf gaan broeden. Doordat deze vogels zich al vroeg in een gebied vestigen hebben ze voordeel ten opzichte van hun concurrenten door informatie te verzamelen over het desbetreffende gebied. Als het gebied een geschikte broedplek is, zullen ze proberen het territorium te verdedigen. Blijkt het een ongeschikte plek te zijn, dan hebben ze nog tijd om verder te zoeken (Farine *et al.*, 2015). In een onderzoek naar de invloed van voedselinname op het nemen van besluiten in grutto's, is gekeken naar de functie van agressie in het verkrijgen van voedsel, maar ook naar andere functies van agressie. Door agressie kan een individu hoger in de dominantie orde stijgen. Vooral in broedgebieden is dominantie voordelig wanneer vogels hun territorium afbakenen (Sirot *et al.*, 2012). In deze studie over grutto's is ook bedelen om voedsel meegenomen als sociale interactie. Als een individu meer bedelt daalt deze in de dominantie-orde.

Familie invloeden

Bij veel migrerende vogelsoorten, waaronder de grutto, keren de volwassen individuen terug naar plek waar ze zijn uitgevlogen om daar zelf te broeden. Als ze daar eenmaal gebroed hebben, blijven ze dezelfde nestplekken en territoria de daaropvolgende jaren gebruiken. Dezelfde grutto's worden de volgende jaren op dezelfde percelen worden teruggezien (Kentie *et al.*, 2014). Dit fenomeen wordt plaatstrouw genoemd. Wanneer meerdere jongen terugkeren naar de plek waar ze zijn opgegroeid en ook de ouders daar terugkeren, dan broeden er veel verwante individuen in hetzelfde gebied. (Newton, 2008). In de meeste studies naar plaatstrouw bleek dat veel gebieden waar jongen opgegroeid waren te klein waren voor alle jongen om naar terug te

keren, omdat veel plekken al bezet waren door andere vogels.

Lokale kennis van de omgeving is een voordeel voor een individu om te broeden in zijn geboortegebied. Wanneer de omgeving door de jaren heen verandert, kunnen de vogels zich daarop afstemmen. Dus elk jaar broeden in hetzelfde gebied kan voordeliger zijn. Er zijn veranderingen van omgevingscondities waar de vogels zich niet aan kunnen aanpassen. Bijvoorbeeld intensivering van een stuk land voor landbouwgebruik of veeteelt (Newton, 2008). In dat geval kan broeden in een ander gebied voordeliger zijn.

Gesynchroniseerd broeden

Ook broeden wordt beïnvloed door sociale interacties. Vogels observeren en luisteren naar anderen en verzamelen zo actief signalen dat soortgenoten broeden. Voorbeelden van zulke signalen zijn de kleuren van het verenkleed en baltsgedrag. Zowel concurrenten als mogelijke partners maken gebruik van sociale signalen (Helm *et al.*, 2006). Informatie-overdracht tussen soortgenoten kan effect hebben op de timing van broeden. Er zijn soorten die zo sociaal zijn, dat ze alleen succesvol broeden wanneer soortgenoten in de buurt broeden, bijvoorbeeld de grasparakiet (Brockway, 1964).

Experimenten aan de macaronipinguin hebben aangetoond dat sociale signalen leiden tot stimulatie van elkaars schema bij soortgenoten. Wederzijdse stimulatie van elkaars schema, in dit geval de aankomstdatum in het broedgebied, kan het broeden van meerdere vogels versnellen (Waas *et al.*, 2005). Ook in territoriale soorten kan overdracht van sociale informatie en synchronisatie van de populatie voordelen opleveren. In de eerste instantie leidt competitie tot een niet-synchroniserende populatie, maar

toch kan competitie soortgenoten stimuleren aan de hand van 'challenge effects'. Een voorbeeld zijn mannetjes die extra vaderschap proberen te verkrijgen met als risico dat ze hun eigen vaderschap ondertussen verliezen (Smith, 2004). De mate van synchronisatie wordt gemeten door de hoeveelheid vrouwtjes dat tegelijk reproductief is.

Conclusie

In deze scriptie heb ik laten zien welke rol sociale interacties kunnen spelen bij in groepen levende dieren. Grutto's migreren in grote groepen naar de broedgebieden, waar ze ook gezamenlijk broeden. Sociale interacties kunnen invloed hebben op de timing van het broeden en migreren. Het begint al met het vertrek uit de overwintergebieden waar door middel van vocale communicatie en rondvliegen in patronen wordt overlegd wanneer een groep vertrekt. Gruttomannetjes arriveren enkele dagen eerder dan hun partners in het broedgebied waar ze proberen de beste broedplek te verkrijgen.

Synchronisatie, samenwerking en competitie kunnen invloed hebben op seizoensgebonden activiteiten, zoals de timing van aankomst in broedgebieden, maar ook de timing van het broeden. Vooral synchronisatie lijkt belangrijk in het onderzoek naar sociale interacties, omdat synchronisatie tussen paren en tussen grote kolonies het gevolg is van informatieoverdracht. Grutto's kunnen zodra ze gaan broeden terugkeren naar het gebied waar ze geboren zijn en daar meerdere jaren na elkaar broeden. Dit zou betekenen dat er meerdere familieleden in hetzelfde gebied broeden.

Maar niet alle jongen uit een nest zullen overleven tot het jaar waarin ze gaan broeden en sommige plekken in het gebied waar ze zijn uitgevlogen zullen

bezet worden door soortgenoten of andere soorten. Waarschijnlijk zullen niet alle paartjes die in een weiland broeden familieleden zijn.

Grutto's kunnen door baltsgedrag van andere paartjes te weten komen wanneer zij bijna broeden gaan. Het is mogelijk dat sociale signalen van paartjes andere paartjes stimuleren om ook te gaan broeden.

Referenties

Alves, J.A., Gunnarsson, T.G., Hayhow, D.B., Appleton, G.F., & Potts, P.M. (2013) Costs, benefits, and fitness consequences of different migratory strategies. *Ecology*, **94**, 11-7.

Boulinier, T., Danchin, E., Monnat, J., Doutrelant, C., & Cadiou, B. (1996). Timing of prospecting and the value of information in a colonial breeding bird. *Journal of Avian Biology*, **27**, 252-256.

Brockway, B.F. (1964) Social influences on reproductive physiology and ehtology of (*Melopsittacus undulatus*). *Animal Behaviour*, **12**, 493-501.

Chernetsov, N., Berthold, P., & Querner, U. (2004) Migratory orientation of first-year white storks (*Ciconia ciconia*): Inherited information and social interactions. *Journal of Experimental Biology*, **207**, 937-43.

Farine, D.R., & Sheldon, B.C. (2015) Selection for territory acquisition is modulated by social network structure in a wild songbird. *Journal of Evolutionary Biology*, **28**, 547-56.

Farine, D.R., Aplin, L. M., Garroway, C. J., Mann, R.P., & Sheldon, B.C. (2014) Collective decision making and social interaction rules in mixed-species flocks of songbirds. *Animal Behaviour*, **95**, 173-182.

Gill, J.A., Langston, R.H.W., Alves, J.A., Atkinson, P.W., Bocher, P., Cidraes Vieira, N., Crockford, N.J., Gélinaud, G., Groen, N., Gunnarsson, T.G., Hayhow, B., Hooijmeijer, J., Kentie, R., Kleijn, D., Lourenço, P.M., Masero, J.A., Meunier, F., Potts, P.M., Roodbergen, M., Schekkerman, H., Schröder, J., Wymenga, E. & Piersma, T. 2007. Contrasting trends in two Black-tailed Godwit populations: a review of causes and recommendations. *Wader Study Group Bull*, **114**, 43–50.

Giraldeau, L.A., Valone, T., & Templeton, J. (2002) Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, **357**, 1559-66.

Gunnarsson, T.G., Gill, J.A., Atkinson, P. W., Gelinand, G., & Potts, P.M. (2006) Population-scale drivers of individual arrival times in migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1119-27.

Helm, B., Piersma, T., & Van der Jeugd, H. (2006) Sociable schedules: Interplay between avian seasonal and social behaviour. *Animal Behaviour*, **72**, 245-262.

Hinde, R.A., (1976) Interactions, relationships and social-structure. *Man*, **11**, 1-17.

Hooijmeijer, J.C.E.W., Senner, N.R., Tibbitts, T.L., Gill, R. E., Jr., & Douglas, D.C. (2013) Post-breeding migration of dutch-breeding black-tailed godwits: Timing, routes, use of stopovers, and nonbreeding destinations. *Ardea*, **101**, 141-152.

Kentie, R., Both, C., Hooijmeijer, J.C.E.W. & Piersma, T. (2014) Age-dependent dispersal and habitat choice in Black-tailed Godwits (*Limosa l. limosa*) across a mosaic of traditional and modern grassland

habitats. *Journal of Avian Biology*, **45**, 396-405.

Kentie, R., Both, C., Hooijmeijer, J.C.E.W. & Piersma, T. (2015) Management of modern agricultural landscapes increases nest predation rates in Black-tailed Godwits (*Limosa limosa limosa*). *Ibis*, **157**, 614-625.

Krausse, J., Lusseau, D., James, R. (2009) Animal social networks: an introduction. *Behav Ecol Sociobiol*, **63**, 967-973.

Lourenco, P.M., Kentie, R., Schroeder, J., Groen, N.M., & Hooijmeijer, J.C.E.W. (2011) Repeatable timing of northward departure, arrival and breeding in black-tailed godwits *limosa l. limosa*, but no domino effects. *Journal Fr Ornithologie*, **152**, 1023-1032.

Moller, A.P. (1997) Coloniality in the cliff swallow: The effect of group size on social behavior - brown,CR, brown,MB. *Ethology*, **103**, 437-438.

Nakagawa, S.S., & Waas, J. (2004) 'O sibling, where art thou?'-a review of avian sibling recognition with respect to the mammalian literature. *Biological Reviews*, **79**, 101-19.

Newton, I. (2008) The migration ecology of birds (1th edition). Burlington (UK): Academic Press.

Pärt, T.T, & Doligez, B. (2003) Gathering public information for habitat selection: Prospecting birds cue on parental activity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**, 1809-13.

Piersma, T., Zwarts, L., & Bruggemann, J. (1990) Behavioral-aspects of the departure of waders before long-distance

flights - flocking, vocalizations, flight paths and diurnal timing. *Ardea*, **78**, 157-184.

Sih, A., Hanser, S.F., & McHugh, K.A. (2009) Social network theory: New insights and issues for behavioral ecologists. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 975-988.

Simons, A.M. (2004) Many wrongs: The advantage of group navigation. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 453-5.

Sirot, E., Maes, P., & Gelinaud, G. (2012) Movements and conflicts in a flock of foraging black-tailed godwits (*limosa limosa*): The influence of feeding rates on behavioural decisions. *Ethology*, **118**, 127-134.

Smith, H.G. (2004) Selection for synchronous breeding in the european starling. *Oikos*, **105**, 301-311.

Waas, J.R., Colgan, P., & Boag, P. (2005) Playback of colony sound alters the breeding schedule and clutch size in zebra finch (*taeniopygia guttata*) colonies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 383-8.

Wey, T., Blumstein, D.T., Shen, W., Jordan, W. (2007) Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Anim Behav*, **75**, 333-344

Whitehead, H. (1997) Analysing animal social structure. *Anim. Behav*, 1997, **53**, 1053-1067